

中国苹果属植物染色体研究^{*}

梁国鲁 李晓林

(西南农业大学园艺系, 果树研究室, 重庆 630716)

CHROMOSOME STUDIES OF CHINESE SPECIES OF *MALUS* MILL.

LIANG GUO-LU Li XIAO-LIN

(Department of Horticulture, Southwest Agricultural University, Chongqing 630716)

Summary The genus *Malus* Mill. of the Maloideae of the Rosaceae consists of about 35 recognized species, which are distributed in temperate region of the Northern Hemisphere including Asia, Europe and North America. Redher's classification divided the genus *Malus* into 6 series, 5 sections, of which 5 series, 3 section, including 27 species, occur in China. The chromosomal counts on 22 Chinese species were reported previously (Chen et al., 1986; Liang, 1987). However, no comprehensive karyotype analyses have been made for most species reported. Analyzed in this paper are karyotypes of 36 forms, 22 species, and synapsis configuration of 6 polyploid forms in Chinese *Malus* to explore the relationships among species and provide cytological evidence for delimitation of species in *Malus*. Chromosome classification follows Li and Chen (1985). The materials used are listed in Table 1 and the vouchers are deposited in our department. The cytological results are shown as follows (see the data in Table 1, Plates 1—8 and Fig.1).

1 Sect. *Malus*

(1) **Ser. 1 Baccata** The series consists of nine species endemic to China, 7 of which were cytologically observed: i.e. *Malus baccata* Borkh. $2n=34$; Soool—3 of *M. baccata* Borkh. $2n=34$; *M. mandshurica* Kom. $2n=34$; *M. rockii* Rehd. $2n=34$; Sooo 3—2 of *M. rockii* Rehd. $2n=51$; *M. sikkimensis* Koehne. $2n=34$; *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; Sooo4—4 of *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; *M. halliana* Koehne. $2n=34$ and *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang

^{*} 国家自然科学基金资助项目 < 3870444 > 暨四川省科学技术委员会生物技术基金资助项目。

$2n=68$. The karyotypes consist of sm (8 — 9 homologous chromosomes) and m (6 — 7 homologous chromosomes) as well as st (1 — 2 homologous chromosomes). The chromosomes range in relative length from 9.84 to 3.74, with the ratio of the longest to the shortest from 2.28 to 2.03 and the mean ratio arms from 2.08 to 1.86. All the karyotypes belong to Stebbins's 3B except 2B of *M. xiaojinensis*. Pollen mother cell (PMC) of *M. hupehensis* contains $17I+17II$, and the average synapsis configuration per cell is $2n=3x=51=17.70I+15.87II+0.52III$, while PMC meiosis of *M. xiaojinensis* shows the synapsis configurations of $2n=4x=68=4II+15IV$. The latter has a remarkable and constant deleted chromosome, which is also the smallest in the karyotype.

(2) **Ser. 2 Pumilae.** The series consists of six species endemic to China (Yu, 1979), all of which were cytologically examined, with the results: Sooo 9–8 of *M. pumila* Mill. $2n=34$; Sooo 9–12 of *M. pumila* Mill. $2n=34$; Sooo 9–7 of *M. sp.* $2n=34$; *M. asiatica* Nakai. $2n=68$; *M. prunifolia* Borkh. $2n=34$; Soo 12–2 of *M. prunifolia* Borkh. $2n=34$; *M. spectabilis* Borkh. $2n=51$; *M. micromalus* Makino. $2n=34$ and *M. sieversii* Roem. $2n=34$. The karyotypes consist of sm (8 — 9 homologous chromosomes) and m (6 — 7 homologous chromosomes) as well as st (1 — 2 homologous chromosomes). The chromosomes range in relative length from 10.77 to 3.42, with the ratios of the longest to the shortest from 2.95 to 2.04, and the mean arm ratios from 2.10 to 1.93. Therefore, all the karyotypes belong to 3B. Among more than 20 different forms of *M. sieversii*, there is only one ploidy level ($2n=2x=34$). PMC meiosis of *M. spectabilis* shows the synapsis configurations $2n=3x=51=5I+5II+12III$.

2 Sect. II Sorbomalus

(3) **Ser. 3 Sieboldianae.** This series has only one species endemic to China, *M. sieboldii* Rehd.: One triploid from Zunyi, Guizhou Province has $2n=3x=51=24m+24sm+3st$. The chromosomes range in relative length 8.74 — 4.17, with the ratio of the longest to the shortest 2.08, and the mean arm ratio 1.80. The karyotype, therefore, belongs to 2B. PMC meiosis of this form shows the synapsis configuration $2n=3x=51=6I+9II+9III$.

(4) **Ser. 4 Kansuensis** consisting of four species endemic to China, 2 of which were cytologically studied, with the results: *M. toringoides* Hughes. $2n=34, 51, 68$ and *M. transitoria* Schneid. $2n=34, 51$. The karyotypes consist of m (7 — 9 homologous chromosomes) and sm (7 — 9 homologous chromosomes) as well as a few st chromosomes. The chromosomes range in relative length from 9.44 to 4.01, with the ratios of the longest to the shortest from 2.26 to 1.83, and the mean arm ratios from 1.87 to 1.72. In *M. toringoides*

four forms, 2x, 3x, 4x from Aba, and 3x from Barkang, in Sichuan Province, are of 2B karyotypes while 2x from Year zhu in Sichuan Province is of 2A. A mixploid with 3x, 4x in *M. toringoides* is found from Aba, with one smallest deleted chromosome at both levels much like that in *M. xiaojinensis*. PMC meiosis of triploid *M. toringoides* from Barkang showed the synapsis configurations of 10I+10II+7III. In *M. transitoria* 2x, 3x forms from Barkang, Sichuan Province and Lüda, Liaoning Province belong to 2A, while 2x, 3x forms from Aba, Sichuan Province both belong to 2B. PMC meiosis of triploid form from Lüda showed 9I+9II+8III synapsis configurations.

(5) **Ser. 5 Yunnanensis** This series consists of four species endemic to China, 3 of which were cytologically studied with the results: *M. ombrophila* Hand-Mazz. $2n=34$; *M. honanensis* Rehd. $2n=34$, and *M. yunnanensis* Schneid. $2n=34$. The karyotypes consist of nine pairs of m, seven pairs of sm and one pair of st chromosomes. The chromosomes range in relative length from 8.43 to 4.37, with the ratios of the longest to the shortest from 1.88 to 1.86, and the mean arm ratios from 1.75 to 1.72. Therefore, the karyotypes belong to 2A. Two pairs of heterozygous chromosomes, 1st and 10th, are found carrying a small satellite.

3 Sect. III Docyniopsis. This section consists of three endemic species to China, 2 of which were studied with the results: *M. formosana* Kawak et Koidz. $2n=34$ and *M. melliana* Rehd. $2n=34$. Both karyotypes consist of nine pairs of m, seven pairs of sm and one pair of st chromosomes. The chromosomes range in relative length from 8.90 to 4.48, with the ratios of the longest to the shortest 1.85 and 1.83, and the mean arm ratios 1.67 and 1.66. Both karyotypes belong to 2A.

As mentioned above, the karyotypes of all the species examined are relatively uniform, i.e. chromosomes small; chromosomes gradually decreasing in size from the longest to the shortest; chromosomes mostly m and sm; and 1—2 pairs of st chromosomes always present. The karyotypes vary in the ratio of the longest to the shortest, the ratio of arms and the number of different chromosome types and satellites. From cytological investigations and previous reports (Chen et al., 1986; Liang, 1987), the cytology of the genus varies mainly in euploidy variation and chromosome structure. Intraspecific polyploids and polyploid species make up 58.1% in 24 species endemic to China reported. The karyotype analysis has revealed the presence of three major types in *Malus*: 2A, 2B and 3B. The deletion in some polyploid forms shows another structural variation. It is clear that the three types are generally consistent with the separation of three sections of Chinese *Malus*. According to Stebbins's (1971), the evolutionary trend of

karyotypes is from 2A to 2B and then 3B. The karyotypic data are in accordance with the evidence from morphology (Langenfeld, 1971; Huckins, 1972) and biochemistry (Williams, 1982). They both show that the section *Docyniopsis* and series *Yunnanenses* are the most primitive, while the series *Pumilae*, *Baccatae* of the section *Malus* are the most advanced or derived. The most typical external characters in *Docyniopsis* and the series *Yunnanenses* e.g. grit-cells in fruit, leaves folded in bud, and the inflorescence according to Ponomarenko's (1986) classification, might be very primitive. The 2A karyotypes in the genus correlated with many typically primitive characters. From the data mentioned above, we may suppose that the series *Sieboldianae* and *Kansuenses* in the section *Sorbomalus* are intermediate in evolution. In general, Southwest China is regarded as the probable area of the origin of *Malus*, and the section *Docyniopsis* and the series *Yunnanenses* as the relict primitive forms. This area is probably also the center of differentiation.

A good deal of attention has been paid by horticulturists. A comparison of the karyotypes in the series *Pumilae* shows that the diploid *M. sieversii* has 14 m chromosomes, while the other diploids *M. pumila*, *M. sp.* and an alien species *M. sylvestris* Mill. from Europe (Liang, unpub.) have 12 m chromosomes. Thus *M. sieversii* may be relatively primitive, although the ratio of the longest to the shortest and the ratio of mean arm ratio are similar. The present investigation confirms Ponomarenko's view that the diploid *M. sieversii* might be an ancestor of cultivated apple (*M. pumila*).

The wild polyploids of *Malus* were usually considered as allopolyploid (Brown, 1976). Studies on the meiotic pairing of five triploids and one tetraploid have revealed diverse types of polyploidy. *M. hupehensis* is a typical allotriploid species, *M. spectabilis*, *M. sieboldii*, *M. toringoides* and *M. transitoria* are segmental allotriploids, and *M. xiaojinensis* is almost an autotetraploid.

Apomixis in all known polyploid species of *Malus* is facultative. The principal adaptive advantage of facultative apomixis is to make sterile individuals restore fertility, and also to maintain evolutionary potential. Therefore, it plays an important role in evolution of *Malus*, but taxonomy of apomictical groups remains highly controversial. Usually, the apomictical taxa are not treated as species level (Stace, 1980; Hong, 1990). In Rehder's (1940) system, only *M. hupehensis* was recognized as species in apomictical taxa of *Malus*. We think this treatment to be reasonable because *M. hupehensis* is an allotriploid and so far its diploid form has not been found. New species *M. xiaojinensis* described by Cheng and Jiang (1985) is nearly an autotetraploid, and its karyotype constitution is extremely similar to the tetraploid form of *M. toringoides* from Aba,

Sichuan Province, especially the remarkable similarities of the smallest deleted chromosome, morphology and biochemistry (Li, 1990). We think, therefore, that the triploid form of *M. toringoides* from Aba, Sichuan with $3x$, $4x$ mixploidy might be the maternal plant of *M. xiaojinensis*. For this reason, *M. xiaojinensis* should be placed in apomictical polyploid complex of *M. toringoides* of the series *Kansuensis*, and this is also in accordance with Rehder's classification.

Key words Karyotype; Cytotaxonomy; *Malus*; China

摘要 本文报道了中国苹果属 *Malus* Mill. 21 种 36 类型的核型和 6 个多倍体类型的减数分裂联会构型。移依海棠组 Sect. *Docyniopsis* 和花楸苹果组 Sect. *Sorbomalus* 中的滇池海棠系 Ser. *Yunnanenses* 属 2A 型, 陇东海棠系 Ser. *Kansuenses* 中的变叶海棠 *M. toringoides* 和花叶海棠 *M. transitoria* 属 2A、2B 型, 三叶海棠系 Ser. *Sieboldianae* 属 2B 型, 苹果组 Sect. *Malus* 中的苹果系 Ser. *Pumilae* 和山荆子系 Ser. *Baccatae* 除小金海棠 *M. xiaojinensis* 2B 型外, 均属 3B 型。减数分裂观察结果有同源四倍体, 节段异源三倍体和异源三倍体类型。本文还讨论了种类间在核型上的差异、栽培种的起源、核型的演化趋势以及无融合生殖类型的分类学处理。

关键词 核型; 细胞学分类; 苹果属; 中国

苹果属 *Malus* Mill. 属于蔷薇科 *Rosaceae* 苹果亚科 *Maloideae*, 全世界约有 35 种, 主要分布于北温带, 包括亚洲, 欧洲和北美洲。我国定有种名的有 27 种, 各地均有分布, 尤以四川、西藏、云南、陕西和甘肃的种类最多。该属的染色体研究始于 Rubin (1926) 对窄叶海棠 *M. angustifolia* 和祖密海棠 *M. zumi* $2n = 34$ 的报道。此后的半个多世纪, 人们先后对 30 多个种作了染色体的计数, 陈瑞阳等 (1986) 和梁国鲁 (1987a) 报道了国产 22 种不同类型的苹果属植物染色体数目, 但缺乏系统的比较分析。

本属植物可能起源于第三纪的中新世后期, 其演化系列仍处于较初期到中期的发展阶段 (俞德浚 1984), 因而形态性状变异较大。由于种类间易于杂交, 特别是野生多倍体类型具有的兼性无融合生殖现象, 导致形态上表现出既有区别, 又相互重迭的多样性, 分类界限不明显, 因而常常引起同物异名的混乱。据不完全统计, 苹果属全世界已有 120 余个种或杂种的报道 (Ponomarenko 1986b)。可见, 苹果属植物的分类和种的划分一直是一个比较困难的问题。在众多的分类系统中, 以 Rehder (1940) 的系统影响最大, 他将苹果属分为 5 组 6 系。原产中国的种类则基本隶属 3 组 5 系 (俞德浚 1979)。但要真正搞清各种类间的亲缘关系及系统演化还有多方面的工作要做。值得欣慰的是该属大多数原生类型分布于我国, 为苹果属植物的系统研究提供了有价值的研究材料。为此, 本文在原有工作的基础上, 对国产苹果属 3 组 5 系的 21 种 36 个类型的核型以及 6 个多倍体类型的减数分裂染色体联会构型进行比较分析, 以探讨该属核型的特点及演化趋势, 并结合其它性状讨论组系之间的亲缘关系及种类间的分类地位等问题。

材 料 和 方 法

本文所用试材采用俞德浚 (1979) 的分类系统处理。

表 1 苹果属 21 种 36 类型核型构成及材料来源

Table 1 Karyotype constitutions and the resources of materials of 36 forms, 21 spp. <i>Malus</i>								
序号 No.	种类 Species	相对长度范围 Relative length	最长/最短 Longest/ Shortest	平均臂比 Arm ratio (mean)	核型公式 Karyotype formulae	核型 类别 Type	材料来源 The resources of the materials	凭证标本号 Voucher Spec. No.
1	山荆子 <i>M. baccata</i>	8.23 — 4.05	2.03	2.03	2n = 34 = 12m + 18sm (2SAT) + 4st	3B	辽宁兴城 Xingcheng, Liaoning	S0001-2
2	大果山荆子 <i>M. baccata</i>	8.69 — 4.26	2.04	2.06	2n = 34 = 14m + 18sm (2SAT) + 2at	3B	辽宁兴城 Xingcheng, Liaoning	S0001-3
3	毛山荆子 <i>M. mandshurica</i>	8.53 — 3.74	2.28	2.01	2n = 34 = 12m + 18sm (2SAT) + 2st	3B	辽宁熊岳 Xiongyue, Liaoning	S0002-1
4	盐源丽江山荆子 <i>M. rockii</i>	8.88 — 4.18	2.13	1.97	2n = 34 = 14m + 16sm + 4st	3B	四川盐源 Yanyuan, Sichuan	S0003-1
5	昭觉丽江山荆子 <i>M. rockii</i>	8.53 — 4.13	2.07	1.99	2n = 51 = 21m + 24sm + 6st	3B	四川昭觉 Zhaojiao, Sichuan	S0003-2
6	锡金海棠 <i>M. sikkimensis</i>	9.84 — 4.37	2.15	2.04	2n = 34 = 12m + 19sm (2SAT) + 3st	3B	四川盐源 Yanyuan, Sichuan	S0005-2
7	湖北海棠 <i>M. hupehensis</i>	9.60 — 3.87	2.37	2.06	2n = 51 = 18m + 27sm + 6st	3B	四川南坪 Nanping, Sichuan	S0004-3
8	泰山海棠 <i>M. hupehensis</i>	8.94 — 4.22	2.12	2.01	2n = 51 = 21m + 24sm (3SAT) + 6st	3B	山东青岛 Qingdao, Shandong	S0004-4
9	垂丝海棠 <i>M. halliana</i>	8.62 — 4.14	2.08	2.01	2n = 34 = 14m + 16sm + 4st	3B	四川昭觉 Zhaojiao, Sichuan	S0006-1
10	小金海棠 <i>M. xiaojinensis</i>	9.15 — 3.92	2.03	1.86	2n = 68 = 28m + 36sm + 4st	3B	四川小金 Xiaojin, Sichuan	S0007-1
11	绵苹果 <i>M. sp.</i>	9.46 — 3.63	2.61	2.10	2n = 34 = 12m + 18sm. (4SAT) + 4st	3B	四川广元 Guangyuan, Sichuan	S0009-7
12	酒泉苹果 <i>M. pumila</i>	9.02 — 3.93	2.95	2.09	2n = 34 = 12m + 18sm + 4st	3B	甘肃酒泉 Jiuquan, Gansu	S0009-8

续表 1

序号 No.	种类 Species	相对长度范围 Relative length	最长/最短 Longest/Shortest	平均臂比 Arm ratio (mean)	核型公式 Karyotype formulae	核型 类别 Type	材料来源 The resources of the materials	凭证标本号 Voucher Spec. No.
13	金冠 <i>M. punila</i>	10.10 — 3.42	2.29	2.05	$2n = 34 = 12m + 18sm (2SAT) + 4st$	3B	辽宁熊岳 Xiongyue, Liaoning	S0009-12
14	矮花红 <i>M. asiatica</i>	10.77 — 4.13	2.61	2.06	$2n = 68 = 24m + 36sm + 8st$	3B	四川巴县 Baxian, Sichuan	S0010-3
15	楸子 <i>M. prunifolia</i>	9.03 — 3.93	2.30	2.06	$2n = 34 = 12m + 18sm + 4st$	3B	四川西昌 Xichang, Sichuan	S0012-3
16	红海棠 <i>M. prunifolia</i>	8.57 — 3.91	2.19	1.99	$2n = 34 = 14m + 16sm + 4st$	3B	河北昌黎 Changli, Hebei	S0012-2
17	海棠花 <i>M. spectabilis</i>	8.37 — 4.03	2.08	1.95	$2n = 51 = 21m + 24sm + 3st$	3B	北京植物园 Botanical Gardens, Beijing	S0013-2
18	西府海棠 <i>M. micromalus</i>	9.04 — 3.87	2.26	1.99	$2n = 34 = 12m + 19sm + 3st$	3B	云南昭通 Zhaotong, Yunnan	S0014-1
19	新疆野苹果 <i>M. sieversii</i>	8.31 — 4.08	2.04	1.94	$2n = 34 = 14m + 16sm + 4st$	3B	新疆新源 Xinyuan, Xinjiang	S0015-1
20	三叶海棠 <i>M. sieboldii</i>	8.74 — 4.17	2.08	1.80	$2n = 51 = 24m + 24sm + 3st$	2B	贵州遵义 Zunyi, Guizhou	S0016-3
21	变叶海棠 <i>M. toringoides</i>	8.64 — 4.22	2.02	1.84	$2n = 34 = 16m + 16sm + 2st$	2B	四川阿坝 Aba, Sichuan	S0023-1
22	变叶海棠 <i>M. toringoides</i>	8.30 — 4.27	1.94	1.80	$2n = 51 = 21m + 27sm + 3st$	2A	四川雅尔珠 Yierzhu, Sichuan	S0023-2
23	变叶海棠 <i>M. toringoides</i>	8.39 — 4.13	2.03	1.82	$2n = 51 = 24m + 23sm + 4st$	2B	四川马尔康 Barkang, Sichuan	S0023-3
24	变叶海棠 <i>M. toringoides</i>	8.77 — 4.22	2.26	1.86	$2n = 51 = 21m + 27sm + 3st$	2B	四川阿坝 Aba, Sichuan	S0023-4

25	变叶海棠 <i>M. totingoides</i>	8.29 — 4.01	2.22	1.87	$2n = 68 = 28m + 36sm + 4st$	2B	四川阿坝 Aba, Sichuan	S0023 — 5
26	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	7.58 — 4.13	1.83	1.72	$2n = 34 = 18m + 14sm + 2st$	2A	四川马尔康 Barkang, Sichuan	S0024 — 1
27	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	8.20 — 4.25	1.86	1.76	$2n = 51 = 27m + 20sm + 4st$	2A	四种马尔康 Maerkang Sichuan	S0024 — 2
28	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	8.62 — 4.15	2.06	1.85	$2n = 34 = 15m + 16sm + 3st$	2B	四川阿坝 Aba, Sichuan	S0024 — 3
29	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	9.44 — 4.17	2.21	1.83	$2n = 51 = 24m + 23sm + 4st$	2B	四川阿坝 Aba, Sichuan	S0024 — 4
30	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	8.29 — 4.48	1.85	1.78	$2n = 34 = 18m + 14sm + 2st$	2A	辽宁旅大 Lüda, Liaoning	S0024 — 5
31	花叶海棠 <i>M. transitoria</i>	8.29 — 4.43	1.87	1.80	$2n = 51 = 21m + 26sm (6SAT) + 4st$	2A	辽宁旅大 Lüda, Liaoning	S0024 — 6
32	枪江海棠 <i>M. ombrophila</i>	8.43 — 4.57	1.88	1.75	$2n = 34 = 18m + 14sm (SAT) + 2st$	2A	四川盐源 Yanyuan, Sichuan	S0026 — 1
33	河南海棠 <i>M. honanensis</i>	8.30 — 4.43	1.88	1.73	$2n = 34 = 18m (SAT) + 14sm (1SAT) + 2st$	2A	四川南充 Nanchong, Sichuan	S0027 — 1
34	滇池海棠 <i>M. yunnanensis</i>	8.11 — 4.37	1.86	1.72	$2n = 34 = 18m + 14sm (2SAT) + 2st$	2A	四川盐源 Yanyuan, Sichuan	S0028 — 1
35	台湾林檎 <i>M. formosana</i>	8.90 — 4.63	1.83	1.66	$2n = 34 = 18m + 14sm + 2st$	2A	郑州果树研究所 Institute of Fruit, Zhengzhou	S0031 — 1
36	尖嘴林檎 <i>M. melliana</i>	8.26 — 4.48	1.85	1.67	$2n = 34 = 18m + 14sm + 2st$	2A	云南昆明 Kunming, Yunnan	S0030 — 1

核型分析试材取自野生种子萌发或野生种子实生苗移栽花钵中, 取其幼嫩根尖或从嫁接树上取其茎尖和幼叶, 立即以对二氯苯饱和溶液处理 3 小时, 甲醇—冰乙酸(3:1)固定过夜, 去壁低渗法制片(陈瑞阳等 1979), 核型分析按李懋学和陈瑞阳(1985)的标准。

减数分裂材料取自高接于苹果砧木上的花蕾, 直接用甲醇和冰乙酸(3:1)固定, 改良涂片法制片(梁国鲁 1987b)。

观察材料来源见表 1, 凭证标本存放在西南农业大学果树研究室标本室。

观 察 结 果

21 种 36 类型的染色体形态和核型以及 6 个多倍体类型的小孢子母细胞减数分裂终变期和中期 I 图象见图版 1—7, 核型模式图见图版 8, 核型的构成状况列于表 1。

一、苹果组 Sect. I. *Malus*

(一) 山荆子系 Ser. I. *Baccatae* (图版 1:1—6; 图版 2:7—10)

该系中国有 9 个种, 本文涉及 7 种 10 类型, 见表 1 中第 1—10。其染色体数目与前言(梁国鲁 1987)报道一致。整个核型由 sm (8—9 个同源染色体)和 m (6—7 个同源染色体)着丝点染色体以及 1—2 个 st 同源染色体所组成, 相对长度范围 9.84—3.74, 最长与最短染色体的比值在 2.28—2.03, 平均臂比值在 2.06—1.86, 除小金海棠为 2B 核型外, 其余均为 3B 核型。大果山荆子类型的核型组成和平均臂比值基本上与山荆子一致, 只是比山荆子多一对 m 染色体和少一对 st 染色体。山荆子与毛山荆子的核型组成、各类染色体的排列位置、随体数目与位置等表现出高度的一致性, 其平均臂比值也十分接近, 表明两个种之间极为近缘的关系, 这方面从形态特征上, 两个种的差异仅表现在叶柄、叶脉、花梗和萼筒外部柔毛的有无, 果实球形或椭圆形上。在 Rehder 的分类系统中, 将其处理为变种 *M. baccatae* var. *mandshurica* Schnei. 看来较合理。丽江山荆子, 取自四川的 2 个居群: 盐源丽江山荆子为二倍体, 昭觉丽江山荆子为三倍体, 此种类多倍体与二倍体的核型基本类似。湖北海棠 2 居群均为三倍体, 其核型组成仅在 m 和 sm 染色体数目上有微小差异。从过去的报道中, 湖北海棠未曾有二倍体类型的存在。从三倍体小孢子母细胞减数分裂中期 I (图版 7:37)中可见 17 条单价体和 17 条二价体。统计表明, 单价体以 16—19 条占多数, 各价体在细胞中出现的平均频率为 $2n = 3x = 51 = 17.70 \text{ I} + 15.87 \text{ II} + 0.52 \text{ III}$ 。四倍体小金海棠 ($2n = 68$)核型的一个典型特点是具有一条稳定的具缺失的小染色体, 也是核型中最小的一条, 具缺失部位在长臂上。该种的不对称性略低于该系的其它种类。小孢子母细胞减数分裂终变期(图版 7:38)的染色体联会构型可见 15 个四价体和 4 个二价体。

(二) 苹果系 Ser. 2. *Pumilae* (图版 2:11—12; 图版 3; 图版 4:19—20)

该系中国有 6 种, 本文涉及 6 种共 9 类型, 见表 1 中第 11—19。其核型的特点是: 由 sm (8—9 个同源染色体)和 m (6—7 个同源染色体)染色体以及 1—2 个 st 同源染色体所组成。染色体相对长度范围 10.77—3.42, 最长与最短染色体比值在 2.95—2.04 之间, 平均臂比值在 2.10—1.93 之间, 均属 3B 核型。绵苹果的不对称程度较高, 平均臂比值高达 2.10, 在 sm 染色体短臂上有 2 对随体。我们近来对新疆野苹

果 20 余个类型的染色体观察均只发现二倍体, 本文涉及的类型其核型比绵苹果和金冠多一对 m 少一对 sm 染色体, 是该系中较对称的类型。在西府海棠的第一号染色体上表现出明显的 sm 和 st 染色体的杂合现象。采于北京植物园的三倍体海棠花类型, 其小孢子母细胞减数分裂终变期(图版 7:39)可见 5 个单价体, 5 个二价体和 12 个三价体。

二、花楸苹果组 Sect. II. *Sorbomalus* Zabel

(三) 三叶海棠系 Ser. 3. *Sieboldianae* (图版4:20)

该系在我国只一个种, 即三叶海棠 *M. sieboldii* Rehd.。本文观察的试材为一个三倍体类型, 核型组成中除 3 条 st 染色体外, m 和 sm 染色体各占一半, 平均臂比值 1.80, 属 2B 核型。减数分裂中期 I 的染色体联会构型为 6 个单价体、9 个二价体和 9 个三价体(图版 7:40)。

(四) 陇东海棠系 Ser. 4. *Kansuenses* (图版4:21—24; 图版 5; 图版 6:31)。

本系中国有 4 种, 本文涉及 2 种 11 个类型, 见表 1 中第 21—31。变叶海棠 *M. toringoides* Hughes. 和花叶海棠 *M. transitoria* Schneid. 其核型特点是: 由 7—9 个 m 和 7—9 个 sm 同源染色体以及 st 染色体所组成, 染色体相对长度范围 9.44—4.01, 最长与最短染色体比值在 2.26—1.83 之间, 平均臂比值在 1.87—1.72 之间, 核型属 2A、2B 型。在变叶海棠的不同类型中, S0023-1 为二倍体, $2n=34$, 2B 核型, S0023-2 和 S0023-3 两个不同居群的三倍体类型, 前者为 2A, 后者为 2B, 且第一只染色体表现出 2 个 sm 和 1 个 st 染色体的杂合现象。取自四川阿坝的 S0023-4, 三倍体类型, 从同一植株上我们观察到了四倍体 S0023-5 这一混倍体类型, 两种细胞型在染色体组成, 排列位置和平均臂比值上高度一致, 均属 2B 核型。此外, 两核型的另一显著标志是具有一个稳定的缺失小染色体, 其大小与小金海棠中的极为相似。从 S0023-3 类型小孢子母细胞减数分裂终变期的染色体联会构型中可看到 10 个单价体, 10 个二价体和 7 个三价体(图版 7:41)。在花叶海棠的不同类型中, 产地各异的二倍体类型 S0024-1, S0024-5 和 S0024-3, 前两者核型极为类似, 属 2A 核型, 后者属 2B 核型。三倍体类型 S0024-2、S0024-6 和 S0024-4, 象它们的二倍体一样, 前两者属 2A 核型, 后者属 2B 核型。对取自辽宁旅大的三倍体 S0024-6 小孢子母细胞减数分裂终变期的联会构型观察(图版 7:42), 看到 9 个单价体, 9 个二价体和 8 个三价体。

(五) 滇池海棠系 Ser. 5. *Yunnanenses* (图版6:32—34)

本系中国有 4 种, 本文涉及 3 种(见表 1 中第 32—34), 均为二倍体 $2n=34$ 。其核型均由 9 对 m 、7 对 sm 和 1 对 st 染色体组成, 染色体相对长度范围 8.43—4.37, 最长与最短染色体的比值 1.88—1.86, 平均臂比值在 1.75—1.72 之间。在第一号染色体均有一条小随体染色体的杂合现象, 核型均属 2A, 由此可看出它们之间有极近缘的关系。

三、柊栎海棠组 Sect. III. *Docyniopsis* Schneid (图版6:35—36)

本组中国有 3 种。本文涉及台湾林檎 *M. formosana* Kawak et Koidz. 和尖嘴林檎 *M. melliana* Rehd., 均为二倍体 $2n=34$, 其核型由 9 对 m 、7 对 sm 和 1 对 st 染色体所组成, 染色体相对长度范围 8.90—4.48, 最长与最短染色体比值在 1.85—1.83 之间, 平均臂比值在 1.67—1.66 之间, 2A 核型。该组是我们观察中最对称

的核型。

讨 论

1. 综上所述和参照表 1 的资料分析, 该属植物染色体的共同核型特点是: 染色体为小型, 各种类间染色体最长到最短之间的差异不大, 且最长/最短的比值变动在 2 的上下, 差异微小; 核型组成以中部着丝点染色体(m)和近中部着丝点染色体(sm)为主, 此外还可见 1—2 个近端部着丝点(st)同源染色体。而各类核型均表现在此基础上的不同程度的差异, 主要涉及染色体长度比、臂比值、不同类型的染色体数量以及随体数量等核型结构的分化。

从过去的报道(陈瑞阳等 1986; 梁国鲁 1987)和本文的观察结果, 苹果属的染色体进化有两个主要趋势: 染色体的整倍性变化和结构变异。而染色体数目的整倍性变化(主要涉及种内多倍体类型)是该属进化的主要途径之一。在已研究的 24 个国产种中, 种内多倍体复合体和多倍体种占 58.3%。而染色体结构变异在该属也占据重要的地位。按照 Stebbins (1971)的分类, 中国苹果属涉及三类核型: (1) 2A 型, 平均臂比值 1.80—1.66, 是所观察种类中较为对称的核型者, 包括 柤柈海棠组、滇池海棠系以及陇东海棠系中的部分变叶海棠和花叶海棠类型; (2) 2B 型, 平均臂比值 1.87—1.80, 包括三叶海棠系, 山荆子系中的小金海棠以及陇东海棠系中的部分变叶海棠和花叶海棠类型; (3) 3B 型, 平均臂比值 2.06—1.93, 是所观察种类最不对称者, 仅属苹果组的苹果系和山荆子系(小金海棠除外)。此外, 从小金海棠和部分变叶海棠的多倍体类型涉及的染色体缺失现象, 又揭示出该属另一种染色体结构变异。

2. 有关苹果属各组系之间的亲缘关系, Langenfeld (1971)首次阐述了该属的系统发育树, 认为其共同祖先应归于 柤柈海棠组。Huckins (1972)从外部形态特征上推测 柤柈海棠组和陇东海棠系最原始, 花楸苹果组中的三叶海棠系和苹果组的苹果系和山荆子系最进化。这一演化趋势与近年来的化学证据——类黄酮组分检测结果相一致(Williams, 1982)。本文的核型研究, 除三叶海棠系位置外, 大体上也支持上述的推测, 即三大类核型与中国苹果属植物三组的划分基本吻合。在进化趋势上, 柤柈海棠组和花楸海棠组的滇池海棠系属最对称的 2A 核型, 其形态上果实有石细胞, 叶片在芽内呈对折状, 以及按 Ponomarenko (1986a)的花部特征划分均属原始性状, 特别是滇池海棠系各种类花序中的花朵数为其它系之冠。它们大多数分布在特殊的生境范围, 无倍性的分化。苹果组的苹果系和山荆子系(不含小金海棠)属最不对称的 3B 核型, 形态上果实内无石细胞, 叶片在芽内呈席卷状, 在每花序中花朵数减少的同时, 花朵逐渐增大, 以美丽的花瓣引诱昆虫传粉。花楸海棠组中的三叶海棠系和陇东海棠系则属中间过渡类型, 核型有 2B、2A 型。特别是变叶海棠和花叶海棠两个种, 除核型分别具有 2A、2B 外, 其倍性也多样。花叶海棠有 2x、3x 倍性; 变叶海棠有 2x、3x、4x 倍性, 取自四川阿坝的三倍体变叶海棠, 还发现了 3x、4x 的混倍体这一兼性无融合生殖现象, 揭示了这些种类可能正处于分化阶段之中。

柤柈海棠组在苹果属中最特异之处是果实上具有宿存的管状萼筒, 果心先端分离, 花的构造近似 柤柈果。但由于每一子房有胚珠 2 个, 而并非 柤柈属 *Docynia* 的多数

胚珠。因此把它从 柊 依 属 中 列 入 苹 果 属 中 看 来 还 是 比 较 合 理 的。这 也 从 类 黄 酮 物 质 上 证 实 了 这 一 点。但 在 系 统 位 置 上, 将 具 有 常 绿、雄 蕊 数 30—50 及 每 心 皮 3—10 个 胚 珠 特 性 的 柊 依 属 判 定 为 是 继 苹 果 属 之 后 衍 生 发 展 而 来 的 观 点 (俞 德 浚, 1984) 是 值 得 商 榷 的。这 与 形 态 学 上 的 减 缩 演 化 趋 势 是 相 悖 的 (Stebbins 1950, Hutchinson 1973)。因 苹 果 属 植 物 为 落 叶、雄 蕊 数 10—30 及 每 心 皮 2 胚 珠 (俞 德 浚 1979), 此 外, 从 两 属 的 类 黄 酮 的 成 分 上, 柊 依 属 远 较 苹 果 属 复 杂 (Williams 1984)。总 的 看 来, 柊 依 海 棠 组 具 有 两 个 属 的 特 点, 无 疑 是 两 者 的 过 渡 类 型。

3. 从 植 物 地 理 学 的 一 般 规 律 来 看, 一 个 属 的 现 代 分 布 中 心, 通 常 就 是 该 属 植 物 的 起 源 中 心 (Vavilov 1951) 在 公 认 的 全 世 界 苹 果 属 35 个 种 类 中, 约 70% 的 种 分 布 在 中 国。Williams (1984) 的 化 学 分 类 推 测 苹 果 属 植 物 可 能 起 源 于 亚 洲 的 东 南 部, 而 柊 依 海 棠 组 则 最 可 能 是 早 期 类 型 的 残 留 者, 随 着 以 后 的 辐 射 产 生 了 中 国 的 滇 池 海 棠 系、陇 东 海 棠 系 和 南 部 的 山 荆 子 系, 然 后 向 西 有 苹 果 系, 向 北 有 三 叶 海 棠 和 北 部 的 山 荆 子 系。但 我 们 应 看 到, Williams 所 涉 及 的 中 国 苹 果 属 种 类 还 是 有 限 的。从 本 文 的 核 型 分 析 和 参 照 古 地 质 地 理 学 知 识, 我 们 认 为 中 国 的 西 南 可 能 是 苹 果 属 的 起 源 中 心。因 为 最 对 称 或 原 始 的 核 型 是 分 布 于 我 国 西 南 部 的 柊 依 海 棠 组 和 滇 池 海 棠 系, 而 柊 依 海 棠 组 的 染 色 体 长 度 比 和 平 均 臂 比 值 更 小 于 滇 池 海 棠 系, 可 能 是 更 原 始 的 类 型。此 外, 据 考 证, 在 我 国 西 南 部 的 许 多 地 区 没 有 受 第 四 纪 大 地 环 境 变 化 的 影 响, 没 有 受 到 冰 川 的 侵 袭, 因 而 保 存 了 很 多 第 三 纪 古 老 的 动 植 物, 而 薔 薇 科 的 苹 果 属 也 得 以 保 存, 我 国 苹 果 属 植 物 据 近 年 来 的 资 源 调 查 除 少 数 几 个 种 外, 在 西 南 地 区 均 有 分 布, 约 占 80% 左 右。在 苹 果 亚 科 的 24 个 属 中, 中 国 有 16 个, 而 在 西 南 地 区 就 拥 有 15 个, 特 别 是 近 缘 的 柊 依 属 也 广 泛 分 布 在 该 地 区 (江 宁 拱 1986)。由 此 可 见, 我 国 西 南 地 区 不 仅 是 苹 果 属 而 且 是 苹 果 亚 科 的 起 源 中 心。苹 果 属 植 物 是 一 个 开 放 的 繁 育 系 统, 通 过 杂 交、分 化、多 倍 化 及 无 融 合 生 殖 等 作 用 增 加 了 染 色 体 重 组 和 变 异 的 频 率, 从 而 产 生 了 现 今 多 种 多 样 的 类 型。可 以 认 为, 西 南 地 区 也 是 苹 果 属 植 物 的 变 异 中 心。随 着 自 然 选 择 的 作 用, 分 化 出 陇 东 海 棠 系、三 叶 海 棠、山 荆 子 系 和 苹 果 系, 乃 至 欧 洲 和 北 美 洲 的 其 它 两 个 组。

4. 栽 培 苹 果 *M. pumila* Mill. 的 起 源, 一 直 是 园 艺 学 家 关 注 的 问 题。Ponomarenko (1983) 认 为 新 疆 野 苹 果 *M. sieversii* Roem. 是 栽 培 苹 果 的 祖 先。从 苹 果 系 的 核 型 资 料 明 显 可 见, 新 疆 野 苹 果 尽 管 与 金 冠 *M. pumila* Mill. 酒 泉 苹 果 *M. pumila* Mill. 和 绵 苹 果 *M. sp.* 有 很 近 缘 的 关 系, 但 在 核 型 组 成 上, 新 疆 野 苹 果 多 一 对 *m* 少 一 对 *sm* 染 色 体, 可 见 其 核 型 更 对 称 些。因 本 文 对 欧 洲 的 森 林 苹 果 *M. sylvestris* Mill. 的 核 型 分 析 结 果 与 金 冠 核 型 极 为 类 似, 因 此, 我 们 从 核 型 上 支 持 新 疆 野 苹 果 是 栽 培 苹 果 的 原 始 种 的 看 法。新 疆 野 苹 果 的 起 源 地 是 在 新 疆 的 伊 犁 地 区, 在 1000—1700 的 山 地 具 有 成 片 的 野 生 群 落 分 布, 虽 然 这 些 野 果 林 遭 到 过 严 重 破 坏, 但 现 存 的 林 带 中 野 苹 果 依 然 长 势 良 好 (张 钊 1982)。绵 苹 果 在 中 国 已 有 1800 年 的 栽 培 历 史, 俞 德 浚 (1979) 将 其 归 属 西 洋 苹 果 *M. pumila* Mill. 中, 但 绵 苹 果 与 西 洋 苹 果 在 形 态 特 征 上 有 许 多 差 异, 而 更 接 近 新 疆 野 苹 果 (李 育 农 1990)。我 们 认 为 应 将 其 归 在 新 疆 野 苹 果 种 下 为 宜。

5. 以 往 人 们 常 将 苹 果 的 多 倍 体 类 型 看 成 是 异 源 多 倍 体 (Brown, 1976), 从 本 文 对

6 个多倍体类型的小孢子母细胞减数分裂染色体联会构型的观察(图版 7), 发现湖北海棠 *M. hupehensis* Rehd. 是一个典型的异源三倍体种。迄今未曾见有二倍体类型, 其三倍体的起源可能是两个同源染色体组和一个非同源染色体的杂交组合(AAB)。该种表现出近乎专性的无融合生殖特性, 近年来, 在我国已发现四倍体的湖北海棠类型。对海棠花 *M. spectabilis* Borkh.、三叶海棠 *M. sieboldii* Rehd.、变叶海棠 *M. toringoides* Hughes. 和花叶海棠 *M. transitoria* Schneid. 的联会构型观察表明, 均属节段异源三倍体类型; 而小金海棠 *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang 则趋向于是同源四倍体类型。因此, 苹果属植物不仅倍性多样, 而且多倍体类型也较繁杂。想依靠对中期染色体的排列来区分各倍性类型是十分困难的。因为苹果为小染色体, 在二倍体种类间也存在染色体的杂合现象, 更主要的问题是各种类间染色体差异不大, 给染色体的排列和同源染色体的配对带来不便, 只能借助减数分裂的分析结果才能说明问题。印度学者对 Kashmir 山谷的三倍体栽培苹果的广泛减数分裂观察也表现出类似的多倍体类型, 除主要的同源三倍体外, 还有节段异源和异源三倍体类型存在(Koul et al., 1984; Singh et al., 1985)。这与人们通常把多倍体的栽培品种完全看成是同源多倍体的观点也不尽一致, 而真实情况也是具有不同程度的异质性。

6. 无融合生殖是苹果属野生多倍体类型所特有的特征。据不完全统计, 绝大多数属兼性无融合生殖类型, 它们象自花受精植物一样, 周期性地杂交, 从而一方面可以保持适合性基因组合, 直接利用环境条件; 另一方面, 当它们回复到有性生殖时, 既可恢复多倍性和恢复杂交不育个体的繁育能力, 又可通过产生的变异性, 保持长期适应的优势, 因而保持着继续演化的能力(Stebbins 1950; Marshall and Weir 1979)。从我国所发掘的众多多倍体复合体类型, 特别是变叶海棠 3x、4x 共存的混倍体现象, 均充分地证实了这一点。此外, 分布于欧洲、北美洲的苹果属种类, 绝大多数是属于多倍体复合体种和多倍体种(Fedorov, 1969), 而具最高倍性的丽江山荆子和三叶海棠五倍体类型, 至今在中国仍未发现, 也进一步表明了兼性无融合生殖植物更能适应多变的不良环境条件, 加速了物种的辐射能力。但有关无融合生殖分类群的等级是有争议的。由于它们远比近交分类群中的小种为稳定, 所以把无融合生殖小种作为分类学的种来承认这点上具有更大的迷惑性(Stace 1980)。兼性无融合生殖带来的分类学困难是因为它产生的植物是介于过去曾一度不同但现在却很类似的无性种之间的各种类型, 而通常的做法是不把无融合生殖分类群定为种的级别(Stebbins 1971; Stace 1980; 館岡亞緒 1983; 洪德元 1990)。在 Rehder (1940) 的苹果属分类系统中, 只有湖北海棠被他定为种(*M. hupehensis* Rehd.), 而其它具无融合生殖特性的多倍体分类群, 均划归其相应的二倍体种下。我们认为这是一个合理的处理。从减数分裂观察结果, 三倍体湖北海棠属异源三倍体, 是一个经特定种杂交形成的独立种, 并通过无融合生殖作用得以繁衍扩散。而本文涉及的其它三倍体无融合生殖分类群, 均属节段异源三倍体, 它们在外形上类似于相应的二倍体原种。如果把这样的无性系处理为种, 它们不断地彼此杂交, 产生出新的无性系, 其结果所产生的“种”就会层出不穷, 同时也会出现同一亲本的不同后代放在不同的“种”的混乱现象。小金海棠 (*M. xiaojinensis* Cheng et Jiang) 是近年发表的新种, 其减数分裂染色体联会构型近乎于一个同源四倍体类型, 而核型(图版

2:10)与四倍体的阿坝变叶海棠 S0023-5 (图版 5:25)在染色体组成, 染色体长度比, 平均臂比值上极相近, 特别是那一条具缺失的最小染色体如出一辙。因此, 我们推测三倍体的阿坝变叶海棠 S0023-4 是四倍体小金海棠的母本, 而不应是三倍体的湖北海棠¹⁾。在叶形上, 小金海棠和变叶海棠的基部为阔楔形或近圆形。本研究室所作的过氧化物酶同工酶谱带也证实了这一点。从减数分裂中大量四价体的存在, 其父本可能是二倍体变叶海棠不同的生态型或其它与变叶海棠有很近缘关系的种类。这有待进一步研究。从我们的分析, 小金海棠不属山荆子系, 而归属在陇东海棠系的变叶海棠(*M. toringoides* Hughes.) 多倍体复合体中似更合适些, 同时这也符合 Rehder 的分类系统。

参 考 文 献

- [1] 江宁拱, 1986: 苹果属植物的起源中心初探。西南农业大学学报, (1): 94—97。
- [2] 张 钊, 1982: 新疆苹果。新疆人民出版社, 乌鲁木齐。228—246 页。
- [3] 陈瑞阳、宋文芹、李秀兰, 1979: 植物染色体标本制备的新方法。植物学报, 21 (3): 297—298。
- [4] 陈瑞阳、宋文芹、李秀兰、蒲富慎、刘杆中、林盛华, 1986: 中国苹果属植物染色体数目报告。武汉植物学研究, 25 (6): 437—441。
- [5] 李懋学、陈瑞阳, 1985: 关于植物核型的标准化问题。武汉植物学研究, 3 (4): 297—302。
- [6] 李育农、李晓林, 1990: 苹果属植物真苹果组中苹果系种间亲缘关系的探索。中国园艺学会成立六十周年纪念暨第六届年会论文集, I 果树。万国学术出版社, 北京。5—8 页。
- [7] 俞德浚, 1979: 中国果树分类学。农业出版社, 北京。89—122 页。
- [8] ———, 1984: 蔷薇科植物的起源和进化。植物分类学报, 22 (6): 431—444。
- [9] 洪德元, 1990: 植物细胞分类学。科学出版社, 北京。199—204 页。
- [10] 梁国鲁, 1987a: 中国苹果属植物染色体观察。植物分类学报, 25 (6): 437—441。
- [11] ———, 1987b: 苹果属五个二倍体种的染色体行为观察。中国果树, (3): 8—10。
- [12] 館岡亞緒, 1983: 植物の種分化と分類。東京株式会社, 養賢堂發行。189—209 页。
- [13] Brown, A. G., 1979: Apples. In Indiana, J. (ed): "Advances in Fruit Breeding" Janick, p. 3—37.
- [14] Darlington, C. D. and Moffett, A. A. 1930: Primary and Secondary chromosome balance in *Pyrus*. *J. Genet.* 22: 129—151.
- [15] Fedorov, A., 1969: Chromosome Numbers of Flowering Plants. Acad. Nauk, Leningrad.
- [16] Huckins, C. A., 1972: A revision of the sections of the genus *Malus*. Ph. D. thesis. Councell University.
- [17] Hutchinson, J., 1973: The Families of Flowering Plants. 3rd edition. Oxford University Press.
- [18] Koul, A. K., Singh, R. and Wafai, B. A. 1984: Assessment of the germplasm of apple (*Malus pumila* Mill.). grown on Kashmir. *Cytologia* 49: 313—323.
- [19] Langenfeld, W., 1971: Die evolution der gattung *Malus* wissenschaftliche zeitschrift der universitat rostock. *Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe* 20 (1): 49—51.
- [20] Marshall, D. R., and B. S. Weir, 1979: Maintenance of genetic variation in apomictic plant populations. I. Single locus model. *Heredity* 42 (2): 159—172.
- [21] Nebel, B. R., 1929: Zur cytologie von *Malus* II. *Der Zuchter* 1: 215—217.

1) 见“成明昊, 1987: 小金海棠 (*Malus xiaojinensis* Chen et Jiang) 起源的探讨。西农科技, 1987 (2): 24—27。”

- [22] Ponomarenko, V. V., 1983: History of apple *Malus domestica* Borkh. origin and evolution. *Bot. Zh. USSR* 76:10—18.
- [23] ———, 1986a: Evolution of the flower in the genus *Malus* Mill. sbornik nauchnykh trudov po prikladnoi botanike. *Genetike i Seleksii* 99: 115—119.
- [24] ———, 1986b: Survey of species of the genus *Malus* Mill. sbornik nauchnykh trudov po prikladnoi botanike. *Genetike i Seleksii* 106: 16—27.
- [25] Rehder, A., 1940: Manual of cultivated trees and shrubs, 2nd., New York: Macmillan pp389—399.
- [26] Singh, R., B. A. Wafai and H. K. Koul, 1985: Assessment of apple (*Malus pumila* Mill.) germplasm in Kashmir. III. Cytology of Lal-farashi, Double-Kaseri, Hindwandrakam, Kichama-trail, Sabe-alif and Turish-nawabi. *Cytologia* 50: 811—823.
- [27] Stace, C. A., 1980: Plant Taxonomy and Biosystematics. Edward Arnold.
- [28] Stebbins, G. L., 1950: Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press. New York and London.
- [29] ———, 1971: Chromosomal Evolution in Higher Plants. Edward Arnold, London.
- [30] Vavilov, N. I., 1951: The Origin, Variation, Immunity and Breeding of Cultivated Plants. Chromica Botanica Co., Waltham.
- [31] Willams, A. H., 1982: Chemical evidence from the flavonoids relevant to the classification of *Malus* species. *Bot. J. Linnean Soc.* 84(1): 31—39.

图版说明 Explanation of Plates

图版 1 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 1 Photomicrographs of somatic metaphase and karyotypes of *Malus*.

1. *Malus baccata* Borkh. $2n=34$; 2. *M. baccata* Borkh. $2n=34$; 3. *M. mandshurica* Komorov. $2n=34$;
4. *M. rockii* Schneid. $2n=34$; 5. *M. rockii* Schneid. $2n=34$; 6. *M. Sikkimensis* Koehne. $2n=34$.
Bar=5 μ m.

图版 2 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 2 Photomicrographs of somatic metaphase and karyotypes of *Malus*.

7. *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; 8. *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; 9. *M. halliana* Koehne. $2n=34$;
10. *M. xiaojiensis* Cheng et Jiang $2n=68$ (the arrows indicating the deletion chromosome); 11. *M. sp.*
 $2n=34$; 12. *M. pumila* Mill. $2n=34$. Bar=5 μ m.

图版 3 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 3 Photomicrographs of somatic metaphase and karyotypes of *Malus*.

13. *M. pumila* Mill. $2n=34$; 14. *M. asiatica* nakai. $2n=68$; 15. *M. prunifolia* Borkh. $2n=34$; 16.
M. prunifolia Borkh. $2n=34$; 17. *M. spectabilis* Borkh. $2n=51$; 18. *M. micromalus* Makino. $2n=34$.
Bar=5 μ m.

图版 4 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 4 Photomicrographs of somatic metaphase and Karyotypes of *Malus*.

19. *M. sieversii* Roem. $2n=34$; 20. *M. sieboldii* Rehd. $2n=51$; 21. S0023-1 of *M. toringoides*
Hughes. $2n=34$; 22. S0023-2 of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$; 23. S0023-3 of *M. toringoides*
Hughes. $2n=51$; 24. S0023-4 of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$ (the arrows indicating the deletion
chromosome). Bar=5 μ m.

图版 5 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 5 Photomicrographs of somatic metaphase and karyotypes of *Malus*.

25. S0023-4 of *M. toringoides* Hughes. $2n=68$ (the arrows indicating the deletion chromosome); 26. S0024-1 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$; 27. S0024-2 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 28. S0024-3 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$; 29. S0024-4 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 30. S0024-5 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$. Bar = $5\mu\text{m}$.

图版 6 苹果属体细胞染色体和核型

Plate 6 Photomicrographs of somatic metaphase and karyotypes of *Malus*.

31. S0024-6 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 32. *M. ombrophila* Hand.-Mazz. $2n=34$; 33. *M. honanensis* Rehd. $2n=34$; 34. *M. yunnanensis* Schneid. $2n=34$; 35. *M. formosana* Kawak et Koidz. $2n=34$; 36. *M. melliana* Rehd. $2n=34$. Bar = μm .

图版 7 苹果属多倍体减数分裂染色体联会构型

Plate 7 Photomicrographs of synaptic configurations at meiosis of PMCs in polyploid types of *Malus*.

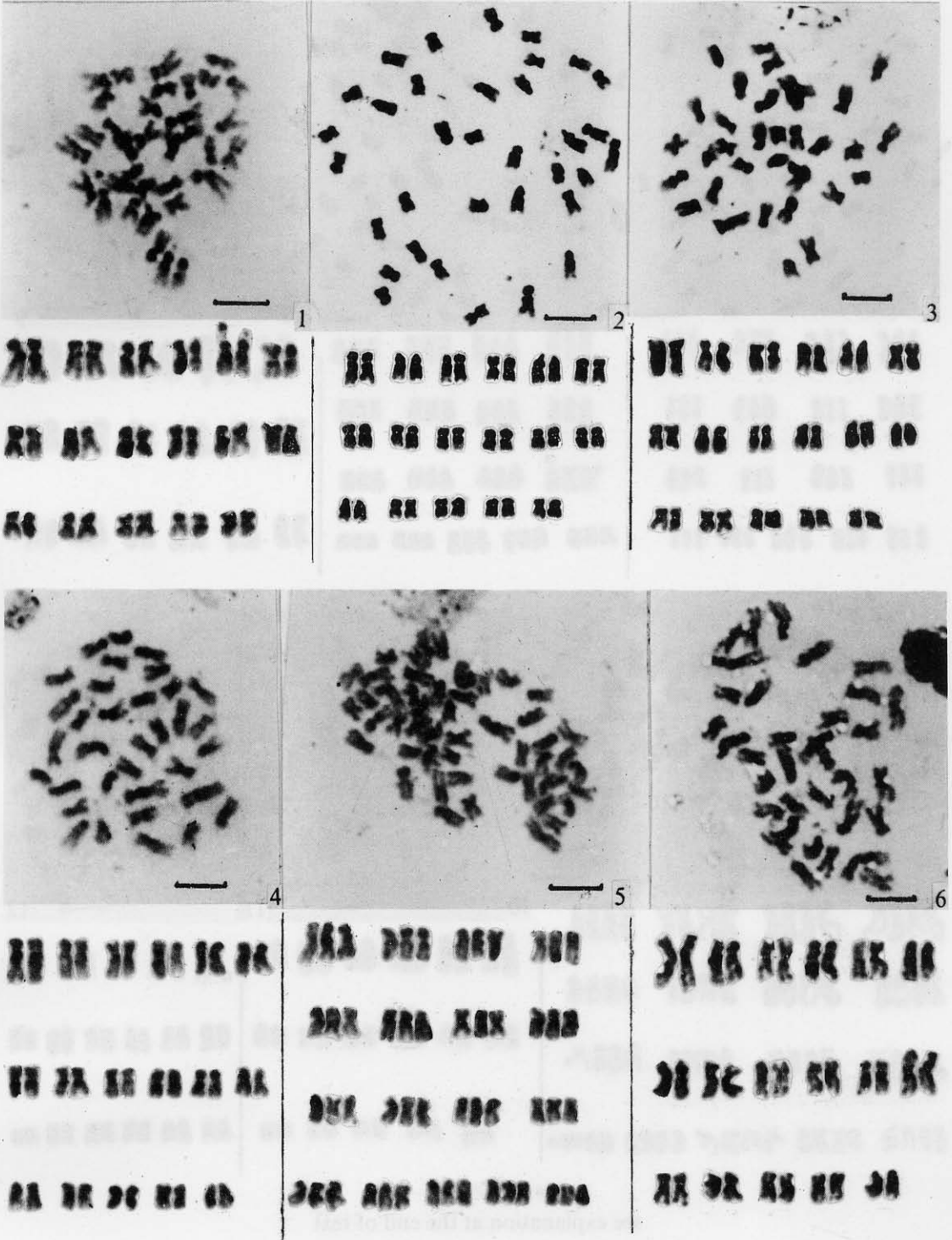
37. a PMC of *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$ at MI showing 17I+17II; 38. a PMC of *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang $2n=68$ at diakinesis showing 4II+15IV; 39. a PMC of *M. spectabilis* Borkh. $2n=51$ at diakinesis showing 5I+5II+12III; 40. a PMC of *M. sieboldii* Rehd. $2n=51$ at MI showing 6I+9II+9III; 41. a PMC of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$ at diakinesis showing 10I+10II+7III; 42. a PMC of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$ at diakinesis showing 9I+9II+8III. Bar = $10\mu\text{m}$.

图版 8 苹果属 21 种 36 类型核型模式图

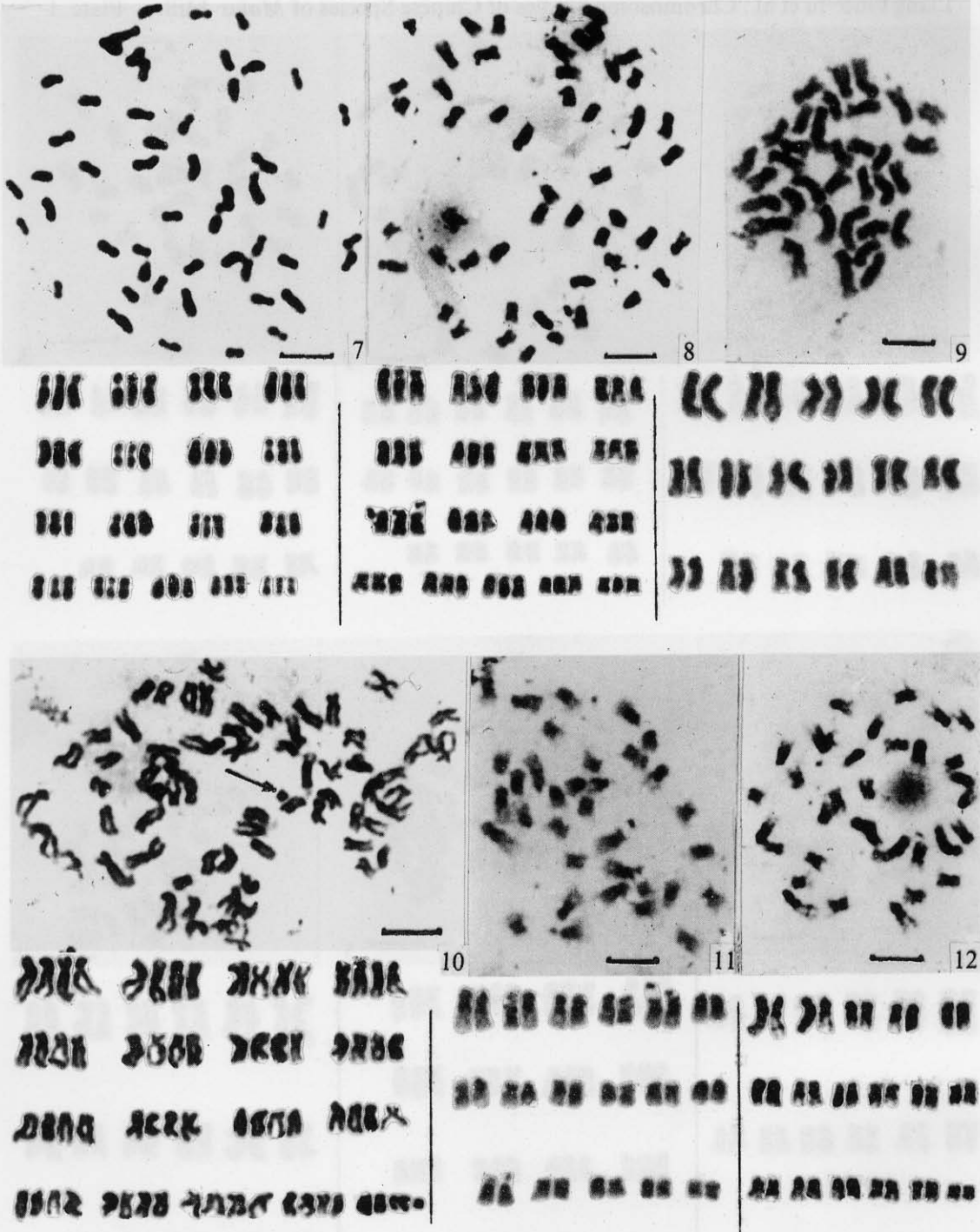
1. 山荆子; 2. 大果山荆子; 3. 毛山荆子; 4. 盐源丽江山荆子; 5. 昭觉丽江山荆子; 6. 锡金海棠; 7. 湖北海棠; 8. 泰山海棠; 9. 垂丝海棠; 10. 小金海棠; 11. 绵苹果; 12. 酒泉苹果; 13. 金冠; 14. 矮花红; 15. 楸子; 16. 红海棠; 17. 海棠花; 18. 西府海棠; 19. 新疆野苹果; 20. 三叶海棠; 21. 变叶海棠 S0023-1; 22. 变叶海棠 S0023-2; 23. 变叶海棠 S0023-3; 24. 变叶海棠 S0023-4; 25. 变叶海棠 S0023-5; 26. 花叶海棠 S0024-1; 27. 花叶海棠 S0024-2; 28. 花叶海棠 S0024-3; 29. 花叶海棠 S0024-4; 30. 花叶海棠 S0024-5; 31. 花叶海棠 S0024-6; 32. 沧江海棠; 33. 河南海棠; 34. 滇池海棠; 35. 台湾林檎; 36. 尖嘴林檎。

Plate 8 Idiograms in 36 types, 21 species of *Malus*.

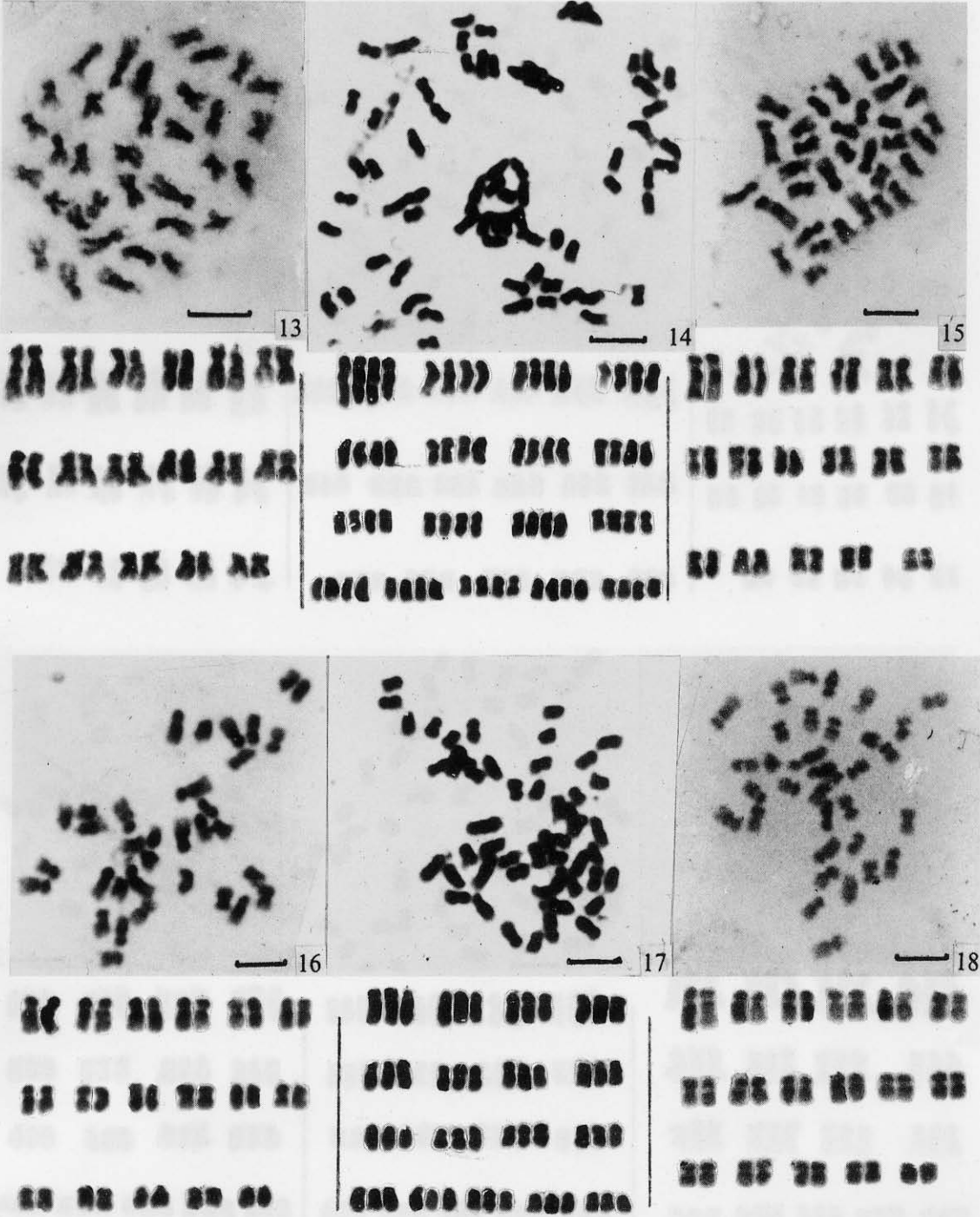
1. *Malus baccata* Borkh. $2n=34$; 2. *M. baccata* Borkh. $2n=34$; 3. *M. mandshurica* Komorov. $2n=34$; 4. *M. rockii* Schneid. $2n=34$; 5. *M. rockii* Schneid. $2n=51$; 6. *M. sikkimensis* Koehne. $2n=34$; 7. *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; 8. *M. hupehensis* Rehd. $2n=51$; 9. *M. halliana* Koehne. $2n=34$; 10. *M. xiaojinensis* Cheng et Jiang. $2n=68$; 11. *M. sp.* $2n=34$; 12. *M. punila* Mill. $2n=34$; 13. *M. punila* Mill. $2n=34$; 14. *M. asiatica* Nakai. $2n=68$; 15. *M. prunifolia* Borkh. $2n=34$; 16. *M. prunifolia* Borkh. $2n=34$; 17. *M. spectabilis* Borkh. $2n=51$; 18. *M. micromalus* Makino. $2n=34$; 19. *M. sieversii* Roem. $2n=34$; 20. *M. sieboldii* Rehd. $2n=51$; 21. S0023-1 of *M. toringoides* Hughes. $2n=34$; 22. S0023-2 of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$; 23. S0023-3 of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$; 24. S0023-4 of *M. toringoides* Hughes. $2n=51$; 25. S0023-5 of *M. toringoides* Hughes. $2n=68$; 26. S0024-1 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$; 27. S0024-2 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 28. S0024-3 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$; 29. S0024-4 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 30. S0024-5 of *M. transitoria* Schneid. $2n=34$; 31. S0024-6 of *M. transitoria* Schneid. $2n=51$; 32. *M. ombrophila* Hand-mazz. $2n=34$; 33. *M. honanensis* Rehd. $2n=34$; 34. *M. yunnanensis* Schneid. $2n=34$; 35. *M. formosana* Kawak et Koidz. $2n=34$; 36. *M. melliana* Rehd. $2n=34$.



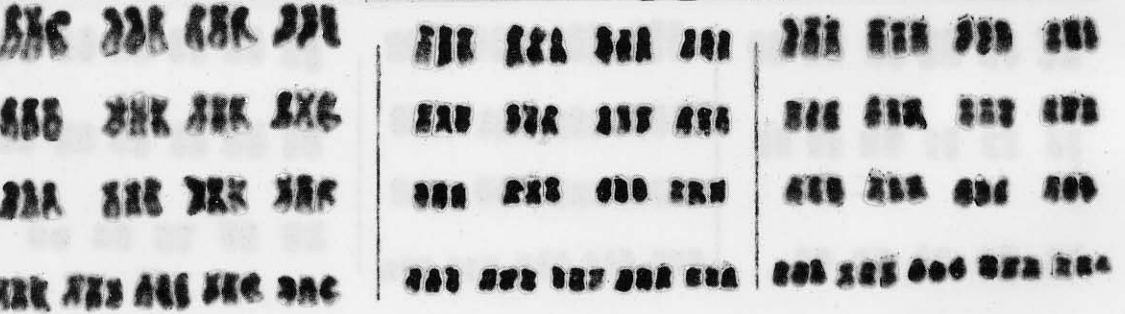
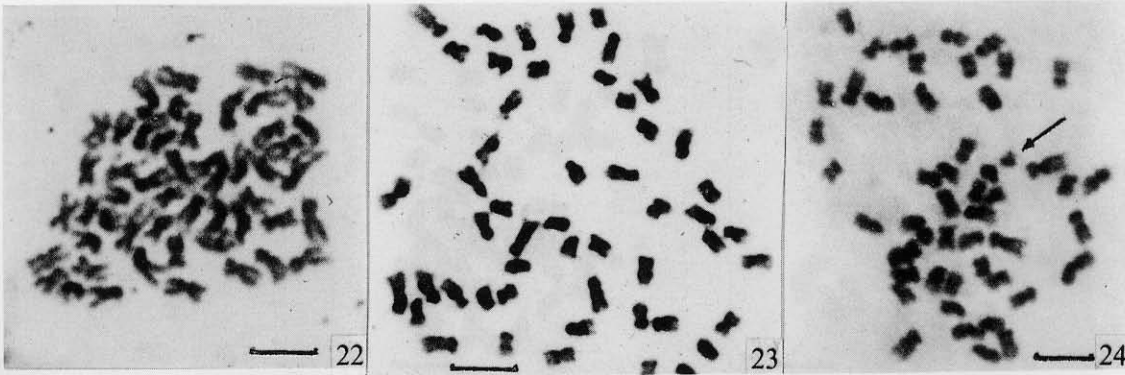
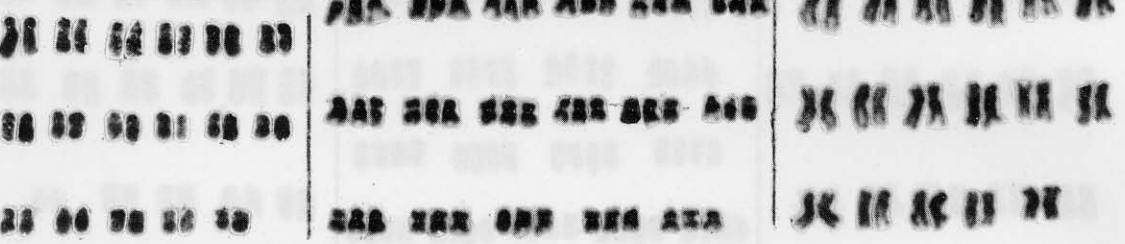
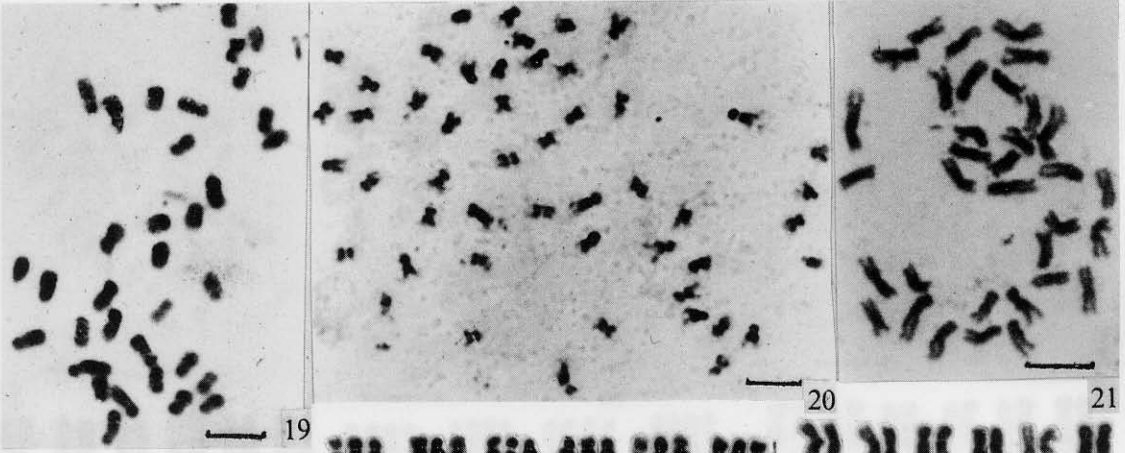
see explanation at the end of text



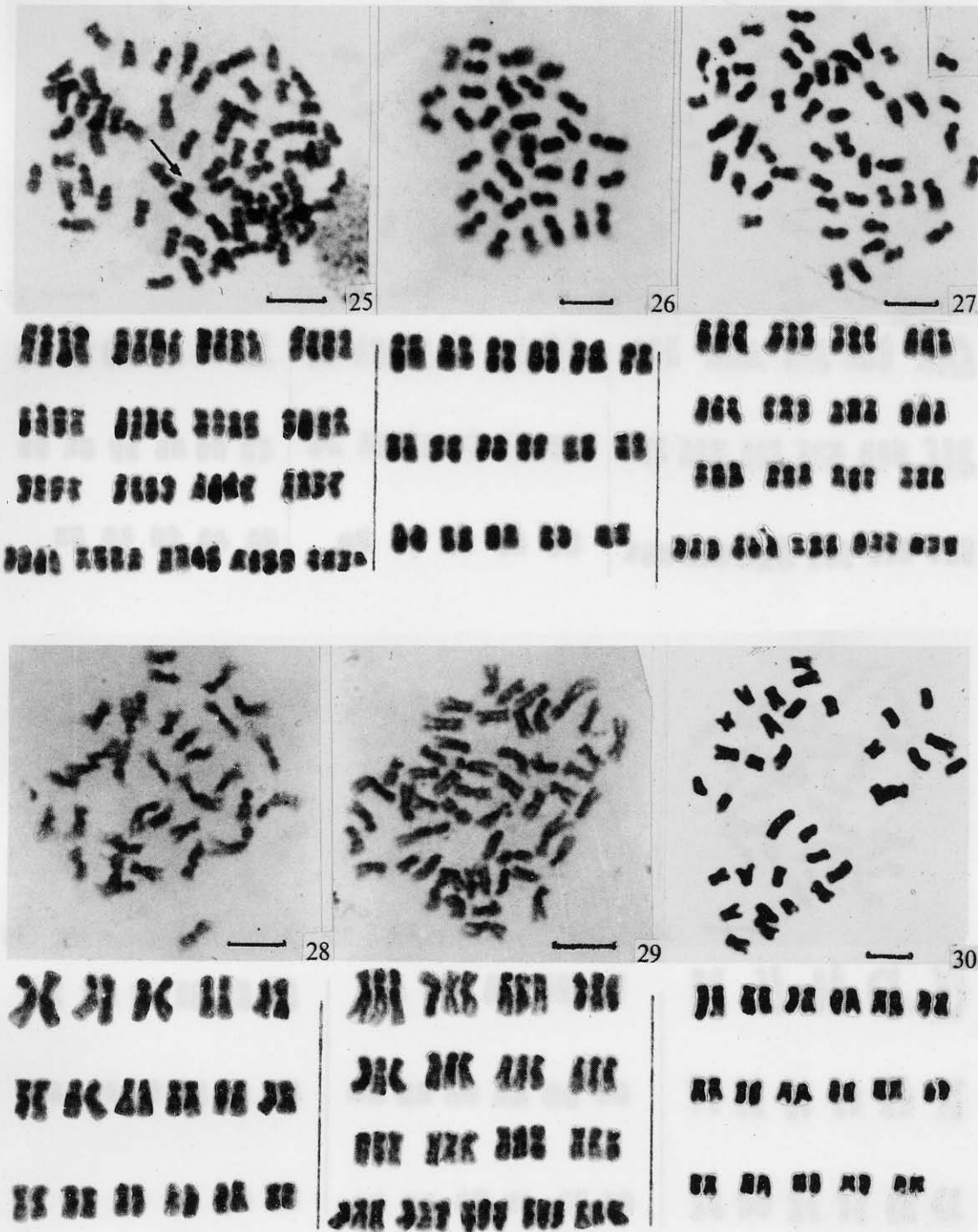
see explanation at the end of text



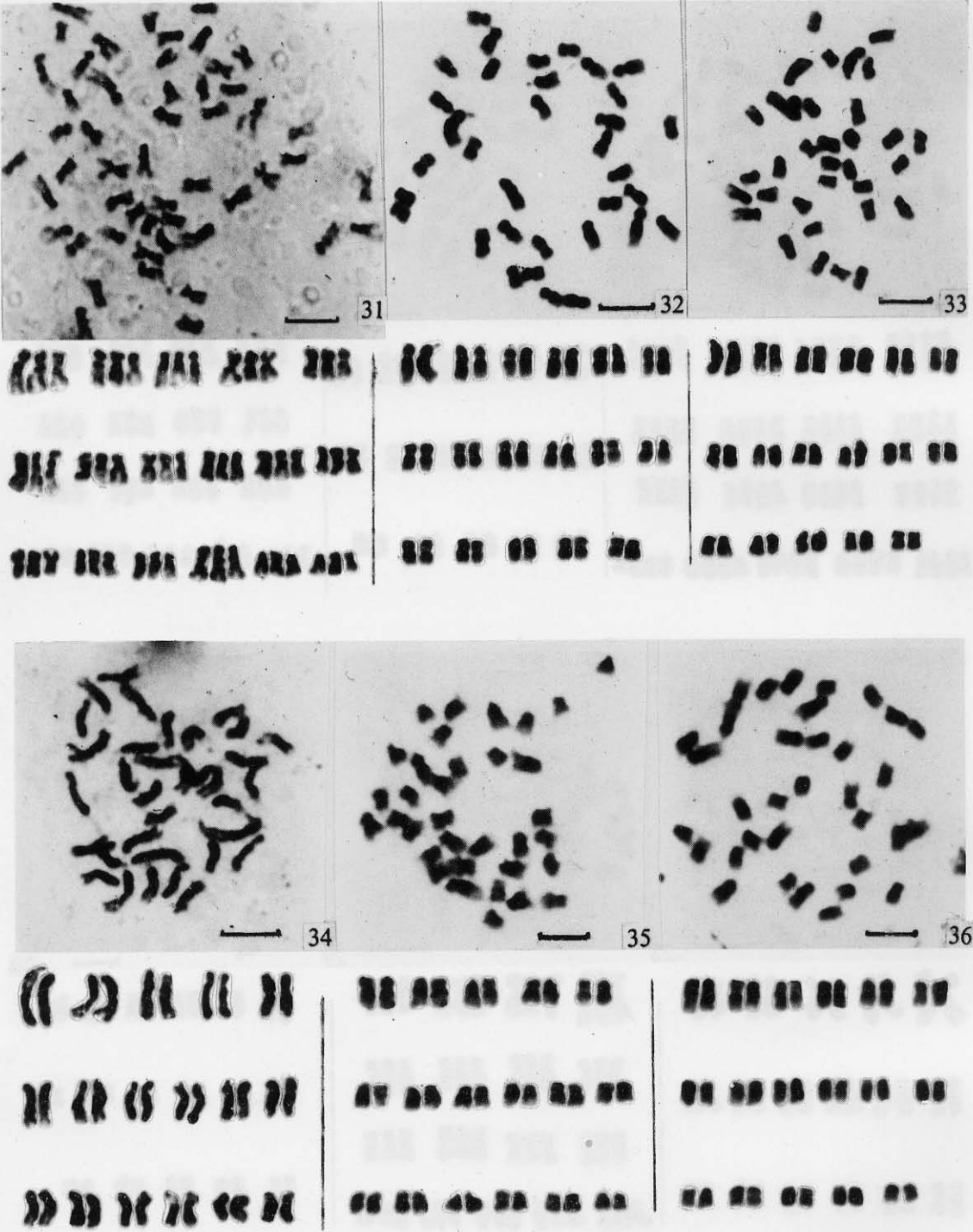
see explanation at the end of text



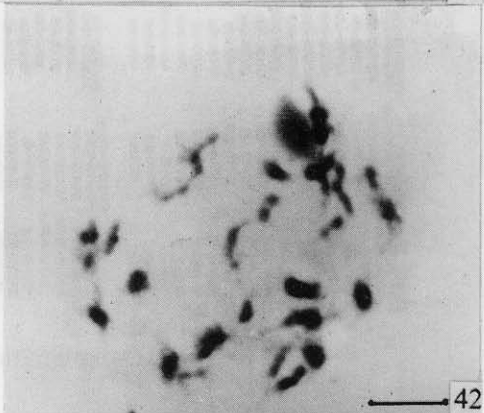
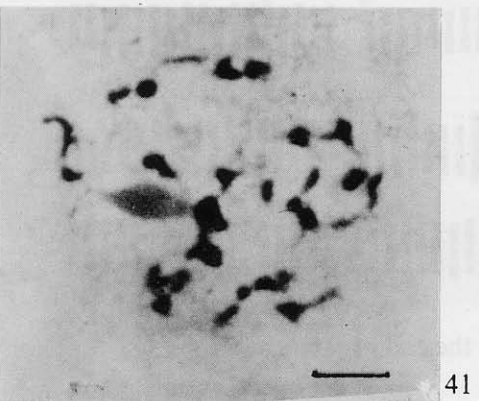
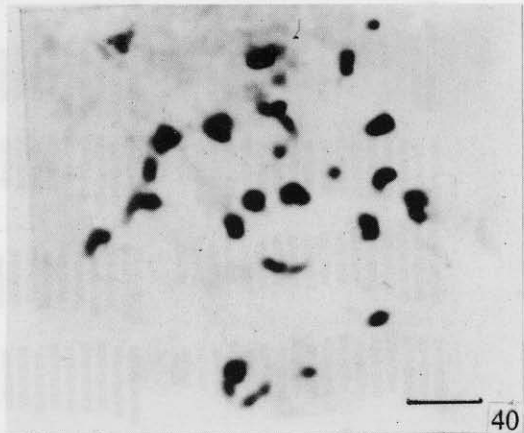
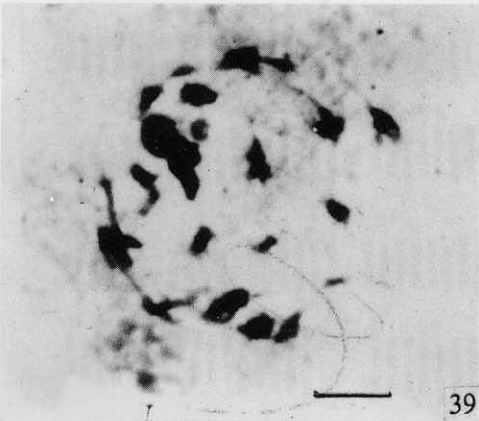
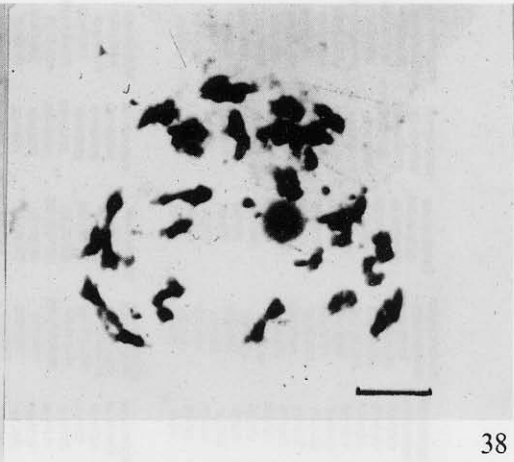
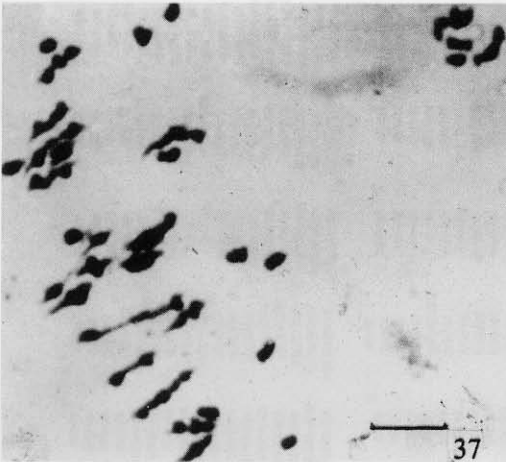
see explanation at the end of text



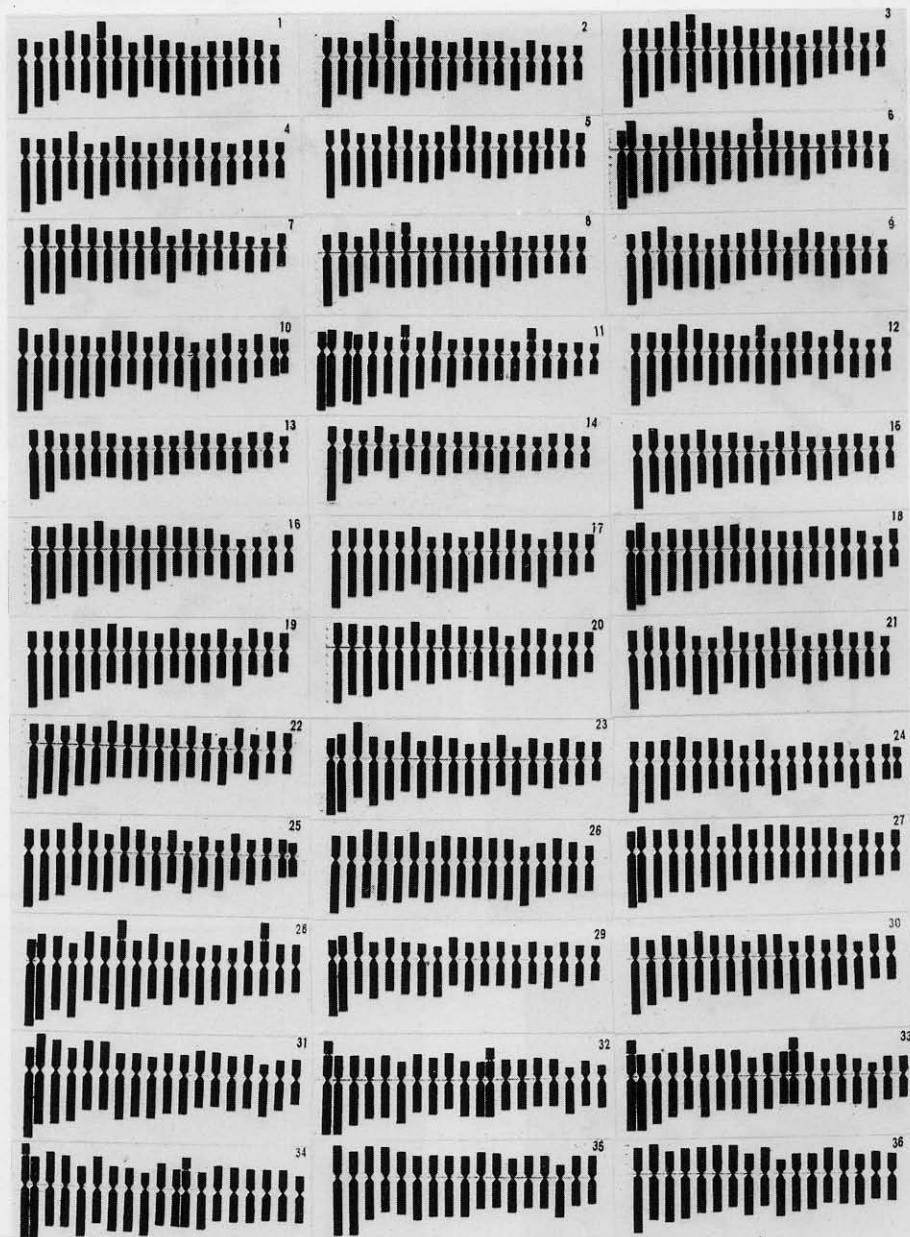
see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text



see explanation at the end of text